

花椒抗旱性研究进展

季元祖, 张 德, 赵军营, 赵 通, 张广忠, 张露荷

(甘肃省林业科学研究院, 甘肃 兰州 730070)

摘 要:花椒是我国重要的油料和经济作物,在干旱半干旱地区分布较广。近年来,随着全球气候变暖的加剧,水资源短缺的形势更加严峻,干旱已成为影响花椒生产的主要环境因子。本文从花椒生长形态特征、生理生化变化和抗旱分子机制 3 个方面阐述了花椒抗旱性的国内外研究现状,并分析了花椒抗旱性评价的方法。结果表明:花椒主要通过根、茎、叶特征的变化实现形态上的抗旱;通过保持较高的光合色素含量和调整气孔开度维持较高的光合效率、积累较多的渗透物质以增强叶片保水能力和细胞的渗透调节性能,保持较高的抗氧化酶活性减轻活性氧对细胞的伤害来提高其生理上的抗旱性;长链非编码 RNA(lncrna)和 *ZbWRKY* 转录因子在花椒的抗旱过程中发挥了重要作用,其通过调控代谢途径、合成代谢物和产生植物激素应对干旱胁迫。隶属函数法、主成分分析法、聚类分析法、灰色关联度分析法可作为花椒抗旱性评价的主要方法。今后应继续加强花椒抗旱生理研究,并建立系统的抗旱性鉴定评价体系,以期对花椒抗逆性研究提供参考。

关键词:花椒;抗旱表型;抗旱生理;抗旱基因工程;抗旱性评价

中图分类号:S573⁺.9 **文献标志码:**A

Research progress on drought stress response of Chinese prickly ash

Ji Yuanzu, ZHANG De, ZHAO Junying, ZHAO Tong, ZHANG Guangzhong, ZHANG Luhe

(Gansu Academy of Forestry Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: Chinese prickly ash is an important oil plant and cash crop in China, which is widely distributed in arid and semi-arid areas. In recent years, with the intensification of global warming, the situation of water shortage has become more severe, and drought has become the main environmental factor affecting the production of Chinese prickly ash. In this paper, the research status of drought resistance of Chinese prickly ash was reviewed from three aspects of growth morphological characteristics, physiological and biochemical changes, and drought resistance molecular mechanisms. The methods for evaluating drought resistance of Chinese prickly ash were analyzed. The results showed that Chinese prickly ash achieved morphological drought resistance mainly through changes in root, stem, and leaf characteristics. The physiological drought resistance were improved by maintaining a high photosynthetic pigment content and adjusting the stomatal opening to maintain a high photosynthetic efficiency, accumulating more osmotic substances to enhance the water holding capacity of leaves and the osmotic adjustment performance of cells, and maintaining a high antioxidant enzyme activity to reduce the damage of reactive oxygen species to cells. Long chain non-coding RNA (lncRNA) and *ZbWRKY* transcription factors played an important role in the drought resistance process of Chinese prickly ash, which responded to drought stress by regulating metabolic pathways, synthesizing metabolites and producing plant hormones. The membership function method, principal component analysis method, cluster analysis method, and grey correlation analysis method were used as the main methods for evaluating the drought resistance of Chinese prickly ash. In the future, it is necessary to continue to strengthen the physiological research on drought resistance of Chinese prickly ash and establish a systematic identification and evaluation system for drought resistance. At the same time, multiple omics methods should be used to cultivate excellent

收稿日期:2022-12-20

修回日期:2023-06-12

基金项目:甘肃省花椒集约化栽培关键技术研究示范(LCKJCX2022001);甘肃省木本油料工程研究中心创新能力提升项目(甘财建 2021202 号)

作者简介:季元祖(1975-),男,甘肃西和人,硕士,研究员,主要从事经济林栽培技术研究。E-mail:chinajyz909@163.com

通信作者:赵军营(1971-),男,甘肃陇西人,博士,工程师,主要从事经济林栽培技术研究。E-mail:362369437@qq.com

drought resistant varieties to provide reference for the study of stress resistance of Chinese prickly ash.

Keywords: Chinese prickly ash; drought resistance phenotype; drought resistance physiology; drought resistance genetic engineering; drought resistance evaluation

近年来,由于气候变化导致的全球变暖和水资源短缺加剧了干旱对农林生产的影响,成为可持续农业发展的重大挑战,引起了研究者的广泛关注^[1]。据统计,全世界 1/3 以上的土地处于干旱和半干旱地区,涉及 20 多个国家和地区^[2]。我国现有干旱区(包括干旱、半干旱和半湿润易旱区)的总面积为 297.6 万 km²,占国土总面积的 38.3%^[3]。据预测,到 21 世纪末,全球遭受干旱影响的总面积将增长 15%~44%^[4],而世界人口预计将在未来 50 年翻一番,粮食需求增加和作物种植面积减小之间的矛盾日益突出,因此必须充分利用目前的农业地区,同时开发更多的边缘地区以获取更大的产量^[5]。

干旱作为一种多维胁迫,会引起植物表型、生理、生化再到分子水平的一系列变化。重度干旱可造成光合作用终止和新陈代谢紊乱,严重影响植株的正常生长发育,最终导致植物死亡^[6]。遭受干旱胁迫后,植物进化表现在干旱条件下防止水分流失、平衡重要器官的最佳供水、维持细胞水分含量等在干旱环境下生存的策略,即植物的抗旱性^[7]。植物抗旱性包括避旱、御旱和耐旱等在内的多种机制,不同的抗旱方式在同一植物体上可以同时存在,也能在不同部位同时出现,植物抗旱方式还随其所处的生长发育阶段、生理状态及胁迫性质、强度的变化而变化^[8-9]。植物抗旱性生理研究有助于了解植物对干旱胁迫的响应和适应,发现种间差异,为物种抗旱性鉴定提供理论依据。研究者们对干旱环境下植物的生长发育进行了大量研究,包括对植物形态特征、生理生化和分子调控等方面的分析,以阐明不同植物的抗旱机制^[10-11]。此外,随着分子生物学技术的快速发展,基因组测序、功能基因组学、遗传标记和基因工程等技术被广泛应用到植物干旱响应的生化、遗传、分子和信号转导研究等方面,来揭示植物干旱响应以及抗旱节水的潜在机制^[12]。从生理和分子水平上对植物性状及其抗逆机制进行了解有助于进一步提高产量。因此,认识和理解植物适应干旱胁迫的过程是非常必要的。

花椒(*Zanthoxylum bungeanum* Maxim.)是芸香科花椒属(*Zanthoxy* L.)植物,起源于中国,广泛分布于中国、日本、印度、韩国等国家。通常所说的花椒指花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)及花椒原变种、野花椒(*Z. simulans*)、川陕花椒(*Z. piasezkii*)、竹叶椒

(*Z. armatum*)、青花椒(*Z. schinifolium*)共 5 个种^[13]。花椒果皮是重要的烹饪香料和调味品,还是一种传统中药,具有抗炎、镇痛、抗菌和抗病毒等多种生物功能^[14-15];其富含类黄酮和生物碱,在食品和药品领域具有重要的应用价值^[16]。花椒广泛种植在干旱和半干旱地区,是重要的抗旱、耐瘠薄的水土保持树种,可作为国家实施乡村振兴带动广大山区群众致富的特色经济和油料树种,具有重要的栽培价值^[17]。受地理条件和天气变化的影响,花椒产业的发展受到严重制约。长期干旱环境导致花椒生长不良,花和果实大量脱落,其品质、产量和产量稳定性受到严重影响,死亡率增加^[18-19]。花椒在应对干旱胁迫时会启动自身的抵御机制,如通过调整叶片和根系的形态结构、启动抗氧化防御系统和渗透调节机制来适应干旱,并通过降低气孔导度和蒸腾速率等来抵抗干旱胁迫^[20]。

研究花椒响应干旱胁迫的生理生化、分子机理和调节机制,挖掘参与响应干旱的功能基因并明确其作用机理,可为提高林木水分利用效率及耐旱性、选育耐旱优良品种提供理论指导。本研究主要从植物响应干旱环境的表型特性、生理生化特性、分子生物学等方面总结国内外花椒抗旱研究进展,探究花椒对干旱的响应和适应机制,并对研究中可能存在的问题进行归纳和讨论,以为花椒种植产业发展提供理论参考。

1 花椒抗旱表型生理研究

植物的形态特征及生长特性可以直接或间接反映其抗旱性强弱。干旱胁迫下,植物体内细胞会在结构、生理及生物化学上发生一系列适应性改变,最终表现在生长状况和形态特征上^[21]。

1.1 花椒根系对干旱的响应

根系作为植物吸收水分的器官,其数量、大小、干质量和生理状况等直接影响作物抗旱性的强弱。刘杜玲等^[22]研究表明,随干旱胁迫程度的增加,3 个花椒品种根生物量均有不同程度的下降,中度胁迫下,‘二红袍’的根生物量下降最大(51.13%),‘大红袍’最小(28.28%);重度胁迫下,‘大红袍’根生物量下降最多(65.49%),‘二红袍’最小(57.63%),且根茎比均高于对照,表明干旱胁迫下‘大红袍’、‘二红袍’花椒光合产物多向地下器官转

移,以最大限度地保持植株物质和水分的平衡。顶坛花椒在土质松散、贫瘠荒漠化、保水能力极差的土壤条件下通过形成发达的侧根和浅根性根系适应环境,充分吸收水分^[23]。涉县花椒和韩城花椒随着干旱胁迫程度的增加,总生物量不断减小,但根系干质量占总生物量的比重呈增大趋势^[24]。表明水分胁迫下,花椒树具有一定的自我调节保护能力,光合作用制造的有机物随胁迫的增强而减少;严重的干旱对花椒生长发育的限制作用增强,且影响其生物量在不同器官之间的分配。

王泳等^[25]对 5 种对花椒根系生长研究发现,干旱胁迫下主根生长被抑制,侧根生长被促进,但其数量减少,根尖数减少、短根数变少、根系平均直径下降,其中低抗品种‘大红袍’在干旱胁迫处理后根系指标变幅相对较大,但其根尖数和短根数仍显著高于‘狮子头’、‘朝仓’、‘无刺大红袍’和‘少刺大红袍’等品种。研究发现,花椒根系活力随着干旱胁迫的加重呈持续下降的趋势^[26],而根系脱落酸(ABA)含量呈增加趋势^[27]。这可能是花椒在干旱下适应性和抗性的综合体现,过量的 ABA 抑制了侧根原基分生组织的活化,在保持吸水功能的前提下减弱了大根系对养分的消耗,表明花椒在干旱环境下能够改变根系形态结构来适应和缓解胁迫的影响,体现了花椒适应干旱逆境的“开源”策略。

1.2 花椒茎叶对干旱的响应

研究表明,水分胁迫较轻时,花椒叶片会表现出光泽度下降、失水萎蔫等现象;胁迫较重时,叶片会变褐、卷曲、干枯直至脱落,且抗性品种‘狮子头’的形态性状变化明显小于敏感型‘大红袍’^[14,25,28];同时,花椒苗高、地径生长也受到抑制,根冠比增大,表明干旱条件促使花椒将光合产物较多地分配到地下部分,植株通过降低地上部分水分消耗来适应干旱环境^[22-23]。刘杜玲等^[22]研究表明,在中度和重度干旱胁迫下,‘大红袍’花椒茎生物量降幅最大(43.12%,70.74%),‘豆椒’降幅最小(31.65%,57.27%),‘二红袍’居中,但均显著低于对照;随干旱胁迫程度的增加,3 种花椒叶片相对含水量均呈下降趋势,其中,‘二红袍’降幅最大,‘豆椒’降幅最小;在重度胁迫下,与对照相比,‘豆椒’、‘二红袍’和‘大红袍’花椒叶片相对含水量分别下降了 10.10%、16.78%和 9.58%,表明在干旱胁迫过程中,‘豆椒’可能通过维持较高的叶片相对含水量以有效保持叶绿体结构和 PS II 功能的完整性,保证光合作用的顺利进行,从而表现出较强的抗旱能力。顶坛花椒(竹叶花椒 *Zanthoxylum armatum* 变种)在应

对干旱环境时,植株通过叶片表皮外壁发达的角质层减少水分向大气散失,同时叶片退变成小鳞片状,部分嫩叶脱落来增强抗旱性^[29]。叶片作为水分消耗的重要器官,其在干旱胁迫条件下的变化是植物维持体内水分平衡的重要表现,表明干旱环境下花椒能通过减少叶片数和减小叶面积来降低蒸腾速率,维持叶片及植株体内相对高的含水量,增强适应性,体现了花椒适应干旱逆境的“节流”策略。

茎叶的解剖结构能直观反映植物对逆境的响应,判断其抗性^[30]。容丽等^[31]在地表干旱缺水的喀斯特山区研究发现,顶坛花椒叶片解剖结构表现出栅栏组织排列紧密、栅栏细胞长柱形的旱生类型。前人对干旱环境下根茎叶形态解剖的研究多集中于一些园艺作物^[32]和农作物^[33],关于花椒茎叶响应干旱的研究多集中于外部形态变化,对其解剖特性相关研究较少。

2 花椒抗旱生理生化研究

2.1 花椒水分代谢对干旱的响应

目前对干旱胁迫下花椒水分利用效率的研究较多通过叶片 WUE 揭示植株内在耗水机制。种培芳等^[26]通过瞬时水分利用效率(Instant water use efficiency, WUE_i)、长期水分利用效率(Long-term water use efficiency, WUE_L)、稳定碳同位素比率($\delta^{13}C$)揭示了花椒水分利用效率与干旱胁迫的关系,结果表明花椒在干旱胁迫下叶片气孔导度下降,光合速率和蒸腾速率随之降低,且蒸腾速率下降速度大于光合速率,使其水分利用效率升高,减缓了胁迫引起的生物量下降,从而提高植株对干旱逆境的适应性;随水分胁迫的加剧, $\delta^{13}C$ 与 WUE_L 间的正相关性越来越显著,表明干旱胁迫下高 $\delta^{13}C$ 值是评定花椒高 WUE 的可靠指标。刘淑明等^[34]对不同品系花椒水分利用的研究表明,与正常水分处理相比,重度干旱胁迫条件下,抗性花椒品种‘小红冠’和敏感品种‘美凤椒’ WUE 分别提高了 26.3%和 12.2%,蒸腾耗水量分别降低了 65.5%和 51.8%,表明‘小红冠’花椒可能通过关闭气孔、降低蒸腾耗水提高 WUE 以获得较多的生长量来适应干旱条件,这与 Li 等^[35]研究结论相一致,即耐旱性较强的品种表现出高水分利用效率的特点。Zhang 等^[7]研究表明,干旱条件下具有高 WUE 的植物通常具有较高的产量。因此,在水分限制条件下,植物水分利用效率提高是花椒抗旱性强的重要表现, WUE 可以作为花椒抗旱育种研究的一个重要指标。

2.2 花椒光合系统对干旱的响应

干旱胁迫导致植物叶片失水,进而影响叶绿素的生物合成,并促进已合成的叶绿素分解。Hu等^[17]对干旱胁迫下2个不同抗性花椒品种的研究发现,胁迫降低了叶片叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素和类胡萝卜素的含量,可能是其加速了叶绿体的降解并抑制了叶绿素的合成^[22],也可能是胁迫下类囊体膜上产生较多的活性氧(ROS)破坏了光合色素所致^[7,36];该研究还表明,在胁迫后期抗性品种‘汉椒’叶片叶绿素含量降幅小于敏感型品种‘凤椒’,且前者叶绿素含量及光合速率高于后者。刘玲^[37]和王潞等^[25]也得出了相似的研究结论,表明不同基因型品种对干旱逆境的响应不同,通过保持较高的叶绿素含量提高光合效率,以为其提供更多的光合产物可能是抗性品种应对干旱逆境的一种策略。

光合作用受水分、CO₂浓度和光照等多种因素的影响,且其对水分亏缺高度敏感,受到水分胁迫后通常会减弱^[38]。研究表明,在不同胁迫阶段,不同品种花椒叶片光合作用受气孔及非气孔因素影响不同^[13-14],降幅主要取决于胁迫的程度和其耐旱能力^[39]。刘杜玲等^[22]研究认为轻度胁迫不影响花椒叶片气孔正常开放;随干旱胁迫的加剧,花椒叶片光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)均逐渐降低, C_i 显著上升^[40]。王潞等^[25]对5个花椒品种的研究发现,弱抗性品种‘大红袍’在持续干旱下 G_s 和 C_i 逐渐升高,非气孔因素导致 P_n 和 T_r 下降;而强抗性品种‘狮子头’在干旱胁迫前期 G_s 增大, C_i 先增后降,说明胁迫前期 P_n 降低可能是气孔因素和非气孔因素共同导致的,胁迫后期 C_i 升高,气孔限制值(L_s)降低,主要受非气孔因素限制。综上所述,对于抗旱性相对较强的花椒品种,胁迫(轻度干旱和中度干旱)前期可能主要通过气孔限制使其光合速率降低,后期非气孔限制因素占主导;抗旱性相对较弱的花椒品种,光合速率则较早受非气孔因素限制。表明不同花椒品种光合速率的限制因素在胁迫过程中是变化的、非单一性的。Hu等^[17]则有不同的观点,其认为干旱通过气孔性和非气孔性两种途径同时导致花椒叶片光合作用下降。在气孔性途径中,干旱诱导ABA积累并激活ABA信号,导致气孔关闭, C_i 降低, T_r 受到抑制;在非气孔性途径中,干旱诱导的ABA信号传递到TF蛋白,转录因子通过调控叶绿素代谢相关基因和LCH蛋白编码基因的表达影响光能捕获和转化效率。

叶绿素荧光参数能够反映植物叶片在逆境条件下PSⅡ对光能的吸收、传递、利用与分配^[41]。谢

芳等^[42]对花椒幼苗干旱处理后发现,其叶片 F_v/F_m 和ETR均显著下降,与CK相比分别下降了10%和84%;在贵州喀斯特生境下,花椒树叶片表现出相对较高的 F_0 、 F_m 和PSⅡ电子传递活性,表明其光合作用的碳同化能力和光能利用率较强,促进了叶片光能的利用,以应对干旱高热的地域环境^[43]。关于花椒叶绿素荧光参数响应干旱胁迫的系统研究报道相对较少,有待进一步探究。

2.3 花椒渗透调节物质对干旱的响应

渗透调节(OA)是植物的一种抗旱生理机制,其关键是植物细胞内溶质的主动积累^[44],包括无机离子(K⁺、Na⁺、Cl⁻等)和有机物(可溶性糖(SS)、脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白(SP)等)^[45]。

干旱胁迫下,花椒通过积累叶片中Pro、SS、SP等有机物参与渗透调节。有研究表明,花椒幼苗在持续干旱胁迫下叶片Pro含量可达对照的2倍多^[24],SS含量可达对照的6倍多,表明花椒能通过Pro、SS的积累来降低细胞渗透势,增加干旱条件下根系的吸水量和细胞内水分的保留,维持一定的膨压,从而保持细胞生长、气孔开放和光合作用等生理过程的正常进行,增强植株抵抗力^[46]。且抗旱性越强的品种渗透调节物质积累量越高,变化速度越快^[27,47]。SP会给细胞内的束缚水提供一个结合衬质,以增加植物组织束缚水含量,提高细胞的保水力,有脱水保护剂的作用^[48]。轻度胁迫时花椒体内SP含量减少,中度和重度胁迫时则增加,表明在胁迫过程中,花椒可能通过合成新的蛋白质提高SP水平来参与渗透调节^[22,49],以适应干旱环境。无机离子对于植物生长、酶平衡和渗透调节等方面有重要作用^[50]。车家骥等^[29]研究表明,在干旱胁迫下,花椒细胞内Ca²⁺可作为第二信使传递干旱信号,调节干旱胁迫导致的生理反应;盐胁迫下花椒根部积累Na⁺优先于叶片,使Na⁺保留在根部,减轻了对地上部分的毒害^[51]。

2.4 花椒抗氧化系统对干旱的响应

植物受到干旱胁迫会产生过量ROS,导致膜脂质过氧化等,最终使细胞膜系统受损;而ROS又可作为信号分子激发植物体内抗氧化防御系统(酶促系统与非酶促系统),引发一系列下游反应^[52]。

干旱胁迫下花椒抗旱性和受伤害程度与抗氧化酶活性变化密切相关,前人主要通过超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等活性的变化对花椒活性氧清除系统与抗旱性关系进行研究^[24,52-53]。干旱胁迫下,花椒幼苗叶片SOD、POD、CAT活性和H₂O₂含量均显著增大^[27],但在重度胁迫下SOD活性下降,胁迫后期

O_2^- 产生速率也显著增加,且表现出抗性品种的 3 种酶活性高于敏感品种, H_2O_2 、 O_2^- 含量低于敏感品种^[24,26,54]。表明花椒在干旱胁迫下能通过保持相对较高的 SOD 催化 O_2^- 发生歧化反应生成 O_2 和 H_2O_2 ,在一定程度上阻断氧自由基对细胞的损害;而较高的 CAT 和 POD 活性可进一步清除 H_2O_2 ,使自由基维持在较低水平以保护细胞^[55],进而增强其抗旱性。干旱环境下,植物组织的丙二醛(MDA)水平经常被作为氧化应激的指标^[56]。有研究表明,持续干旱胁迫下,花椒叶片的 MDA 含量整体呈上升趋势,表明植株细胞受到氧化损伤^[25];且不同品种之间差异显著,MDA 含量较低的品种表现出较高的抗氧化酶水平和渗透物质积累量,其 ROS 解毒代谢也相应增强,而 MDA 含量较高的品种表现出相对较低的抗氧化酶活性和渗透物质含量^[27,49]。

2.5 花椒内源激素对干旱的响应

植物激素平衡的变化可能对植物获得更高的抗胁迫能力有重要作用^[57]。Fei 等^[30]研究表明,更高的 ABA 转移效率和更高的 ABA 积累可能有助于提高花椒耐旱性。干旱胁迫下,花椒 WRKY 转录因子参与了茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)和乙烯信号通路,且 *ZbWRKY* 转录因子在干旱胁迫中的作用依赖于 JA 信号通路中的调控网络中心,其中,*ZbWRKY33* 能够直接结合乙烯合成前体基因 *ACS6*,促进乙烯合成^[58]。表明花椒内源激素可能通过激活转录因子(TFs)来调节下游基因的表达和植物生理反应,以应对干旱的不利影响。

前人对花椒响应干旱胁迫的研究主要集中于形态及生理生化方面,Hu 等^[27]首次通过多组学手段从形态特征、生理指标到转录组和代谢组对干旱胁迫下‘汉椒’和‘凤椒’进行了综合分析,并提出了花椒的耐旱模型,得到了大量耐旱相关的候选基因;利用 UPLC-MS/MS 技术研究发现干旱胁迫提高了花椒叶片氨基酸营养水平,并通过 WGCNA 分析鉴定出 3 个氨基酸合成相关基因 *FBA3*、*DELTA-OAT*、*PROC* 和 15 个 *TF* 基因,这些基因可能参与干旱条件下花椒叶片氨基酸的生物合成^[59]。Hu 等^[17]提出了干旱胁迫下花椒光合作用的模型,确定了花椒在干旱胁迫下 ABA 信号转导相关基因、LCH 编码基因和叶绿素代谢基因以及 7 个可能在干旱条件下调控光合作用的 *TF* 基因。

3 花椒抗旱基因工程研究

近年来,应用基因工程技术使抗旱调节基因(转录因子、蛋白酶基因)、抗旱功能蛋白基因(LEA

蛋白基因、甜菜碱合成酶基因等)过表达是提升植物耐旱性的有效途径之一,已成为植物抗逆基因工程的研究热点和重要研究方向。

有研究表明,干旱胁迫下,转录因子(TF)与胁迫相关基因启动子区域的顺式作用元件特异性结合,改变整个基因级联,调控胁迫响应基因的表达,增强植物的耐旱性^[60]。花椒在 PEG-6000 胁迫下 12 个 *ZbWRKY* 转录因子显著上调,其中响应干旱最强烈的转录因子 *ZbWRKY33* 可能直接与乙烯合成前体基因 *ACS6* 结合,促进乙烯合成并与乙烯激活蛋白释放信号结合,激活下游一系列冷应激和渗透应激反应基因,参与花椒的抗旱过程^[58]。Hu 等^[17]对干旱胁迫下 2 个不同抗性(抗旱型和旱敏型)的花椒品种研究发现,19 个与光合作用相关基因表达水平平均下降,其中 *WRKY6*、*WRKY33*、*WRKY48*、*BZIP23*、*GBF4*、*IDD1*、*SCL14* 被鉴定为干旱条件下调控光合作用的重要转录因子基因,表明相关基因表达水平的高低可能会决定光合作用的效率,从而影响品种抗旱性强弱。

研究表明,花椒在干旱胁迫下通过调控代谢途径、合成代谢物和产生植物激素应对干旱胁迫^[27]。Fei 等^[30]通过转录组分析揭示了 10 个响应花椒干旱的长链非编码 RNA(lncrna)可能参与调控线粒体和叶绿体的膜稳定性,帮助维持光合作用和呼吸作用正常运行,并激活茉莉酸(JA)、ABA、生长素(IAA)、乙烯(ET)、赤霉素(GA)和 MAPK 信号通路以提高花椒的抗旱性。此外,干旱逆境下,ROS 大量积累并作为一种次级信号,通过激素信号转导和 MAPK 信号转导激活相应的转录因子,进而激活下游基因的表达,导致包括戊糖磷酸途径(PPP)强度增强、抗氧化酶活性增加、渗透物质和代谢物(氨基酸及其衍生物)的积累、热休克蛋白(HSP)的合成以及 ABA 和油菜素内酯(BR)的产生和信号转导加快等在内的一系列干旱反应,都可能促进花椒抗旱能力的提升^[27,49]。

4 花椒抗旱性主要评价方法

抗旱性是植物形态、生理生化和原生质特性等控制的综合性状,单一指标无法很好地反映植物的抗旱性,通过多个指标进行综合抗旱性评价更为可靠,此外评价方法不同,结果也会有差异^[61]。因此,应根据不同的研究目的与指标体系筛选最适合的林木抗旱性评价方法。当前花椒抗旱性评价中应用较多的方法有隶属函数法、主成分分析法、聚类分析法等。

4.1 隶属函数法

隶属函数法采用 Fuzzy 中隶属函数的方法依据树种各抗旱指标的隶属函数平均值评定抗旱性,值越大,说明植物控水能力和耐旱能力越强^[62]。陈红林等^[24]采用隶属函数法得出 5 种不同品系花椒的抗旱性表现依次为韩城花椒>涉县花椒>秦安花椒>循化花椒>凤县花椒;刘杜玲等^[22]得出‘豆椒’的抗旱性强于‘二红袍’和‘大红袍’;王涿等^[25]采用叶绿素含量、MDA 含量、 P_n 、 T_r 、 WUE 、 G_s 、 C_i 共 7 个指标的隶属函数加权平均值评价了 5 种花椒的抗旱性,抗性表现为‘狮子头’>‘无刺大红袍’>‘朝仓’>‘少刺大红袍’>‘大红袍’,且各指标的平均权重均大于 0.1,表明选取的评价指标与花椒的抗旱性密切相关。

4.2 主成分分析法

主成分分析法是将多个彼此具有相关性的指标转换为新的少数独立的综合指标,并将给定的一组相关变量通过线性转成另一组不相关变量,依次递减进行重新排序^[63],能较为客观地反映实际情况。王纪辉等^[49]利用主成分分析研究表明,POD 活性、MDA 含量、相对含水量、叶绿素含量、SP 含量与竹叶花椒(*Zanthoxylum armatum*)耐旱性关系密切,可作为评价其耐旱性的指标;孙超凡^[64]通过主成分分析综合得分法和隶属函数分析法评价了包括花椒在内的 4 种小乔木的抗旱性,得出一致结论。

4.3 聚类分析法

聚类分析法将特征元素的标准化处理结果以平方欧氏距离为度量准则、以组间联结法(Between-group linkage)为组群合并准则对测定指标进行归类,也可以通过林木的抗旱能力对试验树种进行归类^[65]。刘玲^[37]利用所测定的抗旱生理生化指标的隶属函数值对 10 种花椒进行欧氏距离聚类分析,并综合各品种隶属函数值对不同品种花椒进行了抗旱性评价。张俊佩^[66]以喀斯特地区包括花椒在内的 20 个特有乔、灌树种为材料,研究了人为模拟和自然干旱胁迫下不同植物的水分、光合生理和生物产量等适应策略,通过生理指标的量化比较和聚类分析,对其抗旱能力和抗旱机理做出判断和评价。

4.4 灰色关联度分析法

灰色关联度分析法根据数列的可比性和相似性,分析系统内部主要因素之间的相关程度,确定相关程度最大的因素^[67]。种培芳等^[26]利用灰色关联分析法对包括花椒在内的 5 个经济林树种的 10 个主要生理指标和抗旱性的关系进行了研究,提出 Pro、CAT、SS、SP、MDA 和细胞膜透性可作为抗旱性鉴定的依据,而这 6 个指标属于渗透调节物质、酶活

性系统和质膜过氧化 3 个体系,充分反映了 5 个经济林树种对干旱胁迫的适应性机制。但其涉及的评价指标仅为生理生化性状,未涉及农艺、基因性状。因此,将花椒抗旱性相关的农艺性状、生理生化性状、基因性状等置于灰色系统中共同进行灰色关联度分析,分析其与抗旱指数的关联度,明确花椒抗旱能力的根本决定因素,在花椒抗旱种质评价和品种选育中加强选择与利用,以提高抗旱品种和指标选择的效率和准确性。

综上,隶属函数法和主成分分析法在花椒抗旱性综合评价时运用较多,但在实际应用中因各指标重要程度不尽相同而存在一定局限性。采用主成分分析法或主成分因子分析后再进行隶属函数加权或灰色关联度分析可筛选反映花椒耐旱性的主要指标,并排除影响较小的参数,使评价结果更接近实际情况。前人主要针对花椒幼苗阶段抗旱性进行评价,由于植物不同生长发育时期抗旱性存在一定差异,因此,可进一步对花椒不同生长发育阶段的抗旱性进行研究,并探索应用更简单、更精确以及适用性更好的评价方法,以期获得更为全面、系统的抗旱性评价。

5 研究展望

花椒是我国特色的经济林木树种,因干旱导致的生长发育不良、低产、低质等现象已成为花椒生产当前面临的主要问题。目前学者在花椒的形态、生理、细胞、分子水平等方面对干旱的响应做了大量研究,并进行了抗旱品种的筛选。但由于研究年限较短且多为人为控制性试验,控制周期短、研究材料差异大,同时大田条件多变,相关理论方法、指标数据难以在生产实践中应用。因此,通过开展自然条件下花椒对干旱抗性响应的研究并建立系统的抗旱性鉴定评价方法体系,同时结合多组学手段开展花椒抗旱机制研究对当前花椒生产具有重要意义。

5.1 深入探究花椒响应干旱的生理生化机制

在自然环境下研究植物抗性响应,结果更接近其真实水平。关于花椒抗旱性的研究报道多为其在短期内盆栽等人为控水措施下的胁迫反应,鲜见自然干旱条件下花椒抗旱性的动态周期变化及抗旱性形成的研究。叶片形态和解剖结构特征被认为最能体现环境因子的影响及植物对环境的适应性^[68],结构是功能的基础,结构的差异和变化会影响生理功能。因此,通过光镜(LM)、扫描电镜(SEM)和透射电镜(TEM)等设备,采用石蜡切片、树脂包埋块半薄/超薄切片等方法从根、茎、叶组织

解剖结构、表皮微形态变化特征分析揭示花椒抗旱机理尤为必要。植物叶绿素荧光参数与光合作用的各个反应过程紧密相关,叶绿素荧光动力学参数的变化可反映出干旱胁迫对光合作用的影响,是研究植物光合生理与逆境胁迫的内在探针^[69]。因此,探究植株叶绿素荧光参数及其在胁迫下的响应特征,结合光合、生理等指标进一步明晰花椒的抗旱机理,对于完成不同胁迫程度下抗旱等级的识别、耐旱品种的选育及生态环境建设具有重要意义。花椒是我国发展林下经济的重要树种,通过探索不同农林间作模式对花椒抗旱性的影响寻求最佳的栽培管理模式,既有利于缓解环境变化对花椒的不良影响,又能助力实现农林业可持续发展。

5.2 建立系统的花椒抗旱性鉴定评价体系

植物的抗旱能力需要依据相关的抗旱指标进行鉴定和评价。目前研究中,针对花椒的系统抗旱鉴定评价体系仍不够完善。由于品种的多样性和生理生化过程的复杂性,以及外界环境条件的多变性,花椒响应干旱胁迫的措施也多种多样。同时,花椒的抗旱性是极其复杂的数量性状,对其全生育期抗旱性进行鉴定评价,需将生长发育、外部形态、生理生化、产量和抗旱功能基因、干旱诱导蛋白等鉴定评价指标相结合,还需引入先进的仪器设备和科学的分析方法,从而提高抗旱鉴定评价体系的准确性和科学性。

5.3 运用多组学手段开展花椒抗旱机制研究

目前,国内外对植物抗旱机制的研究重心已逐渐由单一的生理生化层面转移到分子生物学及两者相结合论证的层面,但关于花椒分子水平上的抗旱机制研究较少。在花椒抗旱基因方面,分离并鉴定的干旱抗性基因较少,加之植物抗旱性是由多基因控制的综合性状,因此需要结合转录组学、蛋白质组学、代谢组学、表型组学、表观遗传学、相互作用组学等多“组学”研究结果交联胁迫条件下的调控网络和信号网络,确定主效基因,研究蛋白互作模式,探究干旱与其他环境因子复合胁迫对花椒生长发育的影响;同时,开展花椒自身抗旱能力改良的研究,如抗旱分子标记、抗旱基因的选择及表达、高光效基因型的筛选和利用、逆境信号传导、抗旱蛋白的挖掘等,在分子水平上综合分析其抗旱机制,培育优质耐旱新品种。

参 考 文 献:

[1] GUPTA A, RICO-MEDINA A, CAÑO-DELGADO A I. The physiology of plant responses to drought[J]. Science, 2020, 368(6488): 266-269.
[2] SIVAKUMAR M V K, DAS H P, BRUNINI O. Impacts of present and

future climate variability and change on agriculture and forestry in the arid and semi-arid tropics[J]. Climatic Change, 2005, 70(1): 31-72.
[3] 李瑞雪, 孙任洁, 汪泰初, 等. 植物抗旱性鉴定评价方法及抗旱机制研究进展[J]. 生物技术通报, 2017, 33(7): 40-48.
LI R X, SUN R J, WANG T C, et al. Research progress on identification and evaluation methods, and mechanism of drought resistance in plants [J]. Biotechnology Bulletin, 2017, 33(7): 40-48.
[4] WANG Y J, HUANG J K, CHEN X H. Do forests relieve crop thirst in the face of drought? Empirical evidence from South China[J]. Global Environmental Change, 2019, 55: 105-114.
[5] CHAVES M, DAVIES B. Drought effects and water use efficiency: improving crop production in dry environments [J]. Functional Plant Biology, 2010, 37(2): iii-vi.
[6] FATHI A, TARI D B. Effect of drought stress and its mechanism in plants[J]. International Journal of Life Sciences, 2016, 10(1): 1-6.
[7] ZHANG H M, ZHU J H, GONG Z Z, et al. Abiotic stress responses in plants[J]. Nature Reviews Genetics, 2022, 23(2): 104-119.
[8] BASU S, RAMEGOWDA V, KUMAR A, et al. Plant adaptation to drought stress [version 1; peer review: 3 approved][J]. F1000Research, 2016, 5(F1000 Faculty Rev): 1554.
[9] TARDIEU F, SIMONNEAU T, MULLER B. The physiological basis of drought tolerance in crop plants: a scenario-dependent probabilistic approach[J]. Annual Review of Plant Biology, 2018, 69: 733-759.
[10] 张翠梅, 师尚礼, 吴芳. 干旱胁迫对不同抗旱性苜蓿品种根系生长及生理特性影响[J]. 中国农业科学, 2018, 51(5): 868-882.
ZHANG C M, SHI S L, WU F. Effects of drought stress on root and physiological responses of different drought-tolerant alfalfa varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2018, 51(5): 868-882.
[11] 张红亮, 王道文, 张正斌. 利用转录组学和蛋白质组学技术揭示小麦抗旱分子机制的研究进展[J]. 麦类作物学报, 2016, 36(7): 878-887.
ZHANG H L, WANG D W, ZHANG Z B. Progress and prospects in the research on wheat drought response and resistance mechanisms using transcriptomic and proteomic approaches[J]. Journal of Triticeae Crops, 2016, 36(7): 878-887.
[12] FANG Y J, XIONG L Z. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2015, 72(4): 673-689.
[13] ZHANG M M, WANG J L, ZHU L, et al. *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. (Rutaceae): a systematic review of its traditional uses, botany, phytochemistry, pharmacology, pharmacokinetics, and toxicology [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(10): 2172.
[14] OKAGU I U, NDEFO J C, AHAM E C, et al. *Zanthoxylum* species: a review of traditional uses, phytochemistry and pharmacology in relation to cancer, infectious diseases and sickle cell anemia[J]. Frontiers in Pharmacology, 2021, 12: 713090.
[15] WANG C, HAN F T, CHEN X N, et al. Time-series based metabolomics reveals the characteristics of the color-related metabolites during the different coloration stages of *Zanthoxylum bungeanum* peel[J]. Food Research International, 2022, 155: 111077.
[16] MA Y, TIAN L, WANG X N, et al. Alkylamide profiling of pericarps coupled with chemometric analysis to distinguish prickly ash pericarps [J]. Foods, 2021, 10(4): 866.
[17] HU H C, HE B B, MA L, et al. Physiological and transcriptome analyses reveal the photosynthetic response to drought stress in drought-sensitive (Fengjiao) and drought-tolerant (Hanjiao) *Zanthoxylum bungeanum* cultivars[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 968714.
[18] 李开萍. 喀斯特石漠化治理中花椒水肥耦合机制与品质提升技术 [D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2022.
LI K P. Couple mechanism of water and fertilizer and quality improve-

- ment of *Zanthoxylum planispinum* var. *dingtanensis* in the karst rocky desertification control[D]. Guiyang: Guizhou Normal University, 2022.
- [19] LIU S M, SUN J Q, DENG Z Y, et al. Effects of drought stress on the root morphology and water use efficiency of *Zanthoxylum bungeanum* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49(12): 30-35.
- [20] 安玉艳, 梁宗锁. 植物应对干旱胁迫的阶段性质策略[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(10): 2907-2915.
- AN Y Y, LIANG Z S. Staged strategy of plants in response to drought stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(10): 2907-2915.
- [21] 季孔庶, 孙志勇, 方彦. 林木抗旱性研究进展[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2006, 30(6): 123-128.
- JI K S, SUN Z Y, FANG Y. Research advance on the drought resistant in forest [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 2006, 30(6): 123-128.
- [22] 刘杜玲, 刘淑明. 不同花椒品种抗旱性比较研究[J]. *干旱地区农业研究*, 2010, 28(6): 183-189.
- LIU D L, LIU S M. Comparative drought resistance of different varieties of *Zanthoxylum bungeanum* [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2010, 28(6): 183-189.
- [23] 容丽, 熊康宁. 花江喀斯特峡谷适生植物的抗旱特征: 顶坛花椒根系与土壤环境[J]. *贵州师范大学学报(自然科学版)*, 2007, (4): 1-7, 34.
- RONG L, XIONG K N. Drought-resistance characters of karst plant of adaptability in Huajiang karst gorge I: root system of *Zanthoxylum planispinum* var. *dingtanensis* and its soil environment [J]. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 2007, (4): 1-7, 34.
- [24] 陈红林, 林强, 张群, 等. 不同品系花椒幼苗抗旱性研究[J]. *干旱地区农业研究*, 2019, 37(6): 8-15.
- CHEN H L, LIN Q, ZHANG Q, et al. A study on drought resistance of seedlings of different *Zanthoxylum bungeanum* strains [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2019, 37(6): 8-15.
- [25] 王录, 张志浩, 郭建曜, 等. 五个不同花椒品种抗旱特性比较[J]. *植物生理学报*, 2021, 57(2): 419-428.
- WANG L, ZHANG Z H, GUO J Y, et al. Comparison of drought resistance characteristics of 5 different *Zanthoxylum bungeanum* varieties [J]. *Plant Physiology Journal*, 2021, 57(2): 419-428.
- [26] 种培芳, 单立山, 苏世平, 等. 甘肃旱区5个经济林树种的苗期抗旱性综合评价[J]. *干旱地区农业研究*, 2017, 35(1): 198-204, 247.
- CHONG P F, SHAN L S, SU S P, et al. Comprehensive evaluation on drought resistance of five economic forest species at seedling stage in arid areas of Gansu province [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2017, 35(1): 198-204, 247.
- [27] HU H C, LIU Y H, HE B B, et al. Integrative physiological, transcriptome, and metabolome analysis uncovers the drought responses of two *Zanthoxylum bungeanum* cultivars [J]. *Industrial Crops and Products*, 2022, 189: 115812.
- [28] FEI X T, LI J M, KONG L J, et al. miRNAs and their target genes regulate the antioxidant system of *Zanthoxylum bungeanum* under drought stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 150: 196-203.
- [29] 车家骧, 彭熙, 苏维词. 低热喀斯特河谷顶坛花椒生态需水及抗旱机理研究——以花江峡谷为例[J]. *生态经济*, 2008, (6): 49-51.
- CHE J X, PENG X, SU W C. Study on water balance and drought-resistant mechanism of dominant plant in hot-low karst valley [J]. *Ecological Economy*, 2008, (6): 49-51.
- [30] FEI X T, SHI Q Q, LIU Y L, et al. RNA sequencing and functional analyses reveal regulation of novel drought-responsive, long-non-coding RNA in *Zanthoxylum bungeanum* Maxim [J]. *Plant Growth Regulation*, 2020, 90(3): 425-440.
- [31] 容丽, 王世杰, 刘宁, 等. 喀斯特山区先锋植物叶片解剖特征及其生态适应性评价——以贵州花江峡谷区为例[J]. *山地学报*, 2005, 23(1): 35-42.
- RONG L, WANG S J, LIU N, et al. Leaf anatomical characters and its ecological adaptation of the pioneer species in the karst mountain area—with a special reference to the Huajiang canyon of Guizhou [J]. *Mountain Research*, 2005, 23(1): 35-42.
- [32] 王顺才, 邹养军, 马锋旺. 干旱胁迫对3种苹果属植物叶片解剖结构、微形态特征及叶绿体超微结构的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2014, 32(3): 15-23.
- WANG S C, ZOU Y J, MA F W. Influence of drought stress on leaf anatomical structure and micro-morphology traits and chloroplast ultra-structure of three *Malus* species [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2014, 32(3): 15-23.
- [33] LI J, GAO Y B, ZHENG Z R, et al. Water relations, hydraulic conductance, and vessel features of three *Caragana* species of the Inner Mongolia Plateau of China [J]. *Botanical Studies*, 2008, 49: 127-137.
- [34] 刘淑明, 孙佳乾, 邓振义, 等. 干旱胁迫对花椒不同品种根系生长及水分利用的影响[J]. *林业科学*, 2013, 49(12): 30-35.
- LIU S M, SUN J Q, DENG Z Y, et al. Effects of drought stress on the root morphology and water use efficiency of *Zanthoxylum bungeanum* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49(12): 30-35.
- [35] LI Y P, LI H B, LI Y Y, et al. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat [J]. *The Crop Journal*, 2017, 5(3): 231-239.
- [36] GURURANI M A, VENKATESH J, TRAN L S P. Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition [J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(9): 1304-1320.
- [37] 刘玲. 花椒抗寒抗旱性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2009.
- LIU L. Research on cold and drought resistance of *Zanthoxylum bungeanum* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2009.
- [38] EVANS J R. Improving photosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(4): 1780-1793.
- [39] DALAL V K, TRIPATHY B C. Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 5955.
- [40] 韩博, 李志勇, 郭浩, 等. 干旱胁迫下5种幼苗光合特性的研究[J]. *林业科学研究*, 2014, 27(1): 92-98.
- HAN B, LI Z Y, GUO H, et al. Studies on seedling photosynthetic characteristics of five tree species under drought stress [J]. *Forest Research*, 2014, 27(1): 92-98.
- [41] SERÓDIO J, SCHMIDT W, FRANKENBACH S. A chlorophyll fluorescence-based method for the integrated characterization of the photophysiological response to light stress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(5): 1123-1135.
- [42] 谢芳, 任利明, 丁飞, 等. 褪黑素对干旱胁迫下花椒影响的生理和转录组分析[J/OL]. *西北林学院学报*, 2023(4): 1-10. (2023-06-29). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1202.S.20230627.1531.062.html>.
- XIE F, REN L M, DING F, et al. Physiological and transcriptomic analyses of the effects of melatonin on *Zanthoxylum bungeanum* under drought stress [J/OL]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2023(4): 1-10. (2023-06-29). <http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1202.S.20230627.1531.062.html>.
- [43] 刘海燕, 喻阳华, 熊康宁, 等. 喀斯特生境3种经济林树种光合作用对光强的响应特征[J]. *南方农业学报*, 2021, 52(9): 2507-2515.
- LIU H Y, YU Y H, XIONG K N, et al. Response characteristics of photosynthesis to light intensity of three non-wood forests tree species in karst habitat [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2021, 52(9): 2507-2515.
- [44] GUGLIUSZA G, TALLUTO G, MARTINELLI F, et al. Water deficit

- affects the growth and leaf metabolite composition of young loquat plants [J]. *Plants*, 2020, 9(2): 274.
- [45] 李磊, 贾志清, 朱雅娟, 等. 我国干旱区植物抗旱机理研究进展[J]. *中国沙漠*, 2010, 30(5): 1053-1059.
- LEI L I, JIA Z Q, ZHU Y J, et al. Research advances on drought resistance mechanism of plant species in arid area of China [J]. *Journal of Desert Research*, 2010, 30(5): 1053-1059.
- [46] 苗海霞. 干旱胁迫下 6 种经济林树种苗期反应特性的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2005.
- MIAO H X. Study on response characteristics of six tree species to drought stress [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2005.
- [47] 李少锋, 李志辉, 刘友全, 等. 水分胁迫对椿叶花椒抗氧化酶活性等指标的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2008, 28(2): 29-34.
- LI S F, LI Z H, LIU Y Q, et al. Effect of water stress on activities of anti-oxidase and several physiological indexes of *Zanthoxylum ailanthoides* Sieb. et Zucc [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2008, 28(2): 29-34.
- [48] GUGLIUZZA G, TALLUTO G, MARTINELLI F, et al. Water deficit affects the growth and leaf metabolite composition of young loquat plants [J]. *Plants*, 2020, 9(2): 274.
- [49] 王纪辉, 侯娜, 梁美. 水分胁迫下竹叶花椒的生理响应[J]. *江苏农业学报*, 2019, 35(3): 676-681.
- WANG J H, HOU N, LIANG M. Physiological response of *Zanthoxylum armatum* DC under water stress [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 35(3): 676-681.
- [50] 崔震海, 王艳芳, 樊金娟, 等. 植物渗透调节的研究进展[J]. *玉米科学*, 2007, 15(6): 140-143.
- CUI Z H, WANG Y F, FAN J J, et al. Research advance of plant osmoregulation [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2007, 15(6): 140-143.
- [51] 张金凤. 盐胁迫下 8 个经济林树种苗木反应特性的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2004.
- ZHANG J F. Studies of response characteristics of eight tree species to salt stress [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2004.
- [52] CASTRO B, CITTERICO M, KIMURA S, et al. Stress-induced reactive oxygen species compartmentalization, perception and signalling [J]. *Nature Plants*, 2021, 7(4): 403-412.
- [53] 刘杜玲, 王晓燕, 吴顺科, 等. 不同种源花椒抗旱性研究[J]. *西北林学院学报*, 2010, 25(6): 25-28, 37.
- LIU D L, WANG X Y, WU S K, et al. Drought resistance of *Zanthoxylum bungeanum* from different provenances [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2010, 25(6): 25-28, 37.
- [54] 张慎鹏. 山东省主要耐干旱树种资源和部分经济林树种抗旱性评价的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2009.
- ZHANG S P. Study on the major tree species for arid and barren land afforestation in Shandong Province and drought resistance of some non-timber tree species [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2009.
- [55] 尹永强, 胡建斌, 邓明军. 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展[J]. *中国农学通报*, 2007, (1): 105-110.
- YIN Y Q, HU J B, DENG M J. Latest development of antioxidant system and responses to stress in plant leaves [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, (1): 105-110.
- [56] DEL RIO D, STEWART A J, PELLEGRINI N. A review of recent studies on malondialdehyde as toxic molecule and biological marker of oxidative stress [J]. *Nutrition, Metabolism and Cardiovascular Diseases*, 2005, 15(4): 316-328.
- [57] MUBARIK M S, KHAN S H, SAJJAD M, et al. A manipulative interplay between positive and negative regulators of phytohormones: a way forward for improving drought tolerance in plants [J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 172(2): 1269-1290.
- [58] FEI X T, HOU L X, SHI J W, et al. Patterns of drought response of 38 WRKY transcription factors of *Zanthoxylum bungeanum* maxim. [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(1): 68.
- [59] HU H C, FEI X T, HE B B, et al. UPLC-MS/MS profile combined with RNA-Seq reveals the amino acid metabolism in *Zanthoxylum bungeanum* leaves under drought stress [J]. *Frontiers in Nutrition*, 2022, 9: 921742.
- [60] 段俊枝, 齐学礼, 冯丽丽, 等. 抗旱基因在小麦抗旱基因工程中的应用进展[J]. *作物杂志*, 2020, (3): 7-15.
- DUAN J Z, QI X L, FENG L L, et al. Progress on application of drought tolerance genes in wheat drought tolerance genetic engineering [J]. *Crops*, 2020, (3): 7-15.
- [61] 黎燕琼, 郑绍伟, 陈泓, 等. 林木抗旱性研究及其进展[J]. *世界林业研究*, 2007, 20(1): 10-15.
- LI Y Q, ZHENG S W, CHEN H, et al. Review and progress of drought-resistance of tree species [J]. *World Forestry Research*, 2007, 20(1): 10-15.
- [62] 王方琳, 柴成武, 赵鹏, 等. 3 种荒漠植物光合及叶绿素荧光对干旱胁迫的响应及抗旱性评价[J]. *西北植物学报*, 2021, 41(10): 1755-1765.
- WANG F L, CHAI C W, ZHAO P, et al. Photosynthetic and chlorophyll fluorescence responses of three desert species to drought stress and evaluation of drought resistance [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(10): 1755-1765.
- [63] 王树刚, 王振林, 王平, 等. 不同小麦品种对低温胁迫的反应及抗冻性评价[J]. *生态学报*, 2011, 31(4): 1064-1072.
- WANG S G, WANG Z L, WANG P, et al. Evaluation of wheat freezing resistance based on the responses of the physiological indices to low temperature stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(4): 1064-1072.
- [64] 孙超凡. 泰安市干旱瘠薄山地适生树种评价[D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- SUN C F. Evaluation of suitable tree species in arid and barren mountains of Taian city [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2022.
- [65] 宋江峰, 李大婧, 刘春泉, 等. 甜糯玉米软罐头主要挥发性物质主成分分析和聚类分析[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(10): 2122-2131.
- SONG J F, LI D J, LIU C Q, et al. Principal components analysis and cluster analysis of flavor compositions in waxy corn soft can [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(10): 2122-2131.
- [66] 张俊佩. 贵州石漠化地区主要造林树种耐旱特性及适应性评价[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2009.
- ZHANG J P. The evaluation on characteristics of drought resistance and adaptability of main trees in rocky desertification district of Guizhou Province [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2009.
- [67] 田兵, 冉雪琴, 薛红, 等. 贵州 42 种野生牧草营养价值灰色关联度分析[J]. *草业学报*, 2014, 23(1): 92-103.
- TIAN B, RAN X Q, XUE H, et al. Evaluation of the nutritive value of 42 kinds of forage in Guizhou Province by grey relational grade analysis [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23(1): 92-103.
- [68] MOTT K A, GIBSON A C, O'LEARY J W. The adaptive significance of amphistomatic leaves [J]. *Plant, Cell & Environment*, 1982, 5(6): 455-460.
- [69] 师生波, 刘克彪, 张莹花, 等. 民勤沙生植物园 4 种云杉属植物光化学特性的趋同适应[J]. *生态学报*, 2017, 37(15): 5039-5048.
- SHI S B, LIU K B, ZHANG Y H, et al. Convergent adaptation of PSII photochemical characteristics of four spruce species growing in Minqin Desert Botanical Garden [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(15): 5039-5048.